

Блохи Кавказа (Siphonaptera). Их видовой состав и пути формирования фауны. УДК 576.895.771
© С. Г. Медведев, Б. К. Котти

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ БЛОХ (SIPHONAPTERA) КАВКАЗА

© С. Г. Медведев,¹ Б. К. Котти²

¹ Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034

² Ставропольский государственный университет
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009

E-mail: fleas@zin.ru

E-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила 20.09.2011

Блохи Кавказа принадлежат к 155 видам из 40 родов, что составляет соответственно 17 % от видового и 43 % от родового состава фауны Палеарктики. В фауне Кавказа представлено 23 вида-эндемика, тогда как эндемичные роды и подроды отсутствуют. По числу видов фауна Кавказа близка к Средиземноморской подобласти. При этом она значительно уступает фаунам Европейско-Сибирской (в 2.2 раза) и Турано-Иранской (в 1.7 раза) подобластей. По числу видов фауна Кавказа близка к Туранской провинции, она меньше в 1.7 раза Европейской и в 1.6 раза превосходит Иранскую провинцию. Исходя из таксономического разнообразия, можно выдвинуть гипотезу о западно- и восточнопалеарктическом источниках. Западнопалеарктическим источником обусловлено распространение, с одной стороны, из Африки пуликоморфных блох семейств Pulicidae и Coptopsyllidae, с другой — из Европы блох родов *Ctenophthalmus* и *Palaeopsylla*. Из восточной части Палеарктики по североазиатскому пути происходило распространение видов голарктических родов, таких как *Ceratophyllus* и *Megabothris*, а по южноазиатскому — блох родов *Neopsylla*, *Rhadinopsylla* и *Hystrichopsylla* из Восточной и Центральной Азии через Среднюю и Переднюю Азию.

Ключевые слова: Кавказ, фауна, блохи, распространение, зоогеография, Палеарктика.

Кавказ — обширная горная страна, расположенная между Черным и Каспийским морями. Кавказ является не только одним из интереснейших в зоогеографическом отношении регионов мира, но и важнейшим в эпидемиологическом отношении районом России. Начиная с 1920-х годов вплоть до настоящего времени здесь интенсивно изучаются очаги чумы. Природные очаги болезней, связанных с блохами, до сих пор существуют на территории Кавказа, представляя опасность заражения людей (Дятлов и др., 2001; Онищенко, Кутырев, 2004). Существенное место в этих иссле-

дованиях занимали исследования блох, являющихся одними из основных переносчиков возбудителей чумного микробы. Целая плеяда ученых, главным образом из Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, посвятила свои исследования изучению фауны и систематики этой группы кровососущих насекомых.

Настоящая публикация является первой из серии работ, посвященных путям формирования фауны блох России. Данная работа не рассматривает распределение видов блох в пределах самого региона. Цель настоящей работы в предварительной количественной оценке таксономического разнообразия блох фауны Кавказа в связи с особенностями фауны Палеарктики в целом. В дальнейшем для установления путей формирования фауны блох также необходим анализ путей формирования фауны их хозяев — млекопитающих и птиц, а также анализ пространственного распределения морфологического разнообразия родов блох, представленных в фауне Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящее исследование выполнено на основе материалов фондовых коллекций Ставропольского научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья, Армянской, Грузинской, Азербайджанской, Дагестанской и Причерноморской противочумных станций, Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи РАМН, а также Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ.

Значительные материалы были получены Б. К. Котти во время экспедиций и стационарных наблюдений, осуществленных им с 1978 по 2002 г. на территории Кавказа. В окрестностях 50 географических точек было собрано в общей сложности 150 тыс. экз. блох. Для этого было отработано 150 тысяч ловушко-суток, отловлено 30 тыс. зверьков и раскопано 4 тыс. нор, добыто и обследовано 720 гнезд зверей и птиц. Исследования проводились на территории Западного, Центрального и Восточного Предкавказья, Большого Кавказа, Кура-Араксинской низменности, Малого Кавказа и Джавахетско-Армянского нагорья (Котти, 1985, 1987, 1988, 2002, 2004, 2005, 2006; Котти, Труфанов, 1993; Котти и др., 1999, 2002).

Кроме публикаций, посвященных исследованиям региональных фаун, были проанализированы сведения из сводок по мировой фауне и фауне блох бывшего СССР (Аргиропуло, 1935; Иофф, Скалон, 1954; Иофф, Тифлов, 1954; Иофф и др., 1965; Скалон, 1970; Тифлов и др., 1977; Peus, 1977; Traub et al., 1983; Holland, 1985; Beaucournu, 1988; Beaucournu, Launnay, 1990).

Анализ данных по фауне блох Кавказа осуществлено средствами информационно-аналитической системы (ИАС) PARHOST1. В ней объединены разнообразные данные по систематике, распространению и паразито-хозяйенным связям блох (Медведев, 1996, 1997а, б).

Биогеографическое районирование Кавказа

Разнообразие фауны блоков Кавказа обусловлено его положением на стыке Европейской провинции Европейско-Сибирской подобласти, Восточно-средиземноморской провинции Средиземноморской подобласти, Туранской провинции Турано-Иранской подобласти Палеарктики. Кроме того, изолирующие факторы горного рельефа, многообразие природных условий и особенности палеогеографии обуславливают наличие здесь автохтонных подвидов и видов блоков.

В соответствии с флористическим анализом территории Кавказа была отнесена к европейской широколиственной и афро-азиатской пустынной ботанико-географическим областям (Исаченко, Лавренко, 1980). Анализ фауны Кавказа, проводимый различными исследователями начиная с XIX в., также свидетельствует об ее зоогеографической неоднородности. А. Р. Уоллес подразделял Кавказский перешеек по гребню Большого Кавказа на Предкавказье и Закавказье. При этом отмечалось, что фауна Предкавказья близка по своему составу к фауне Европейской подобласти, Закавказье — к Средиземноморской. О значительных связях фаун Кавказа со Средиземноморьем писал Северцов (1877), который относил к Средиземноморскому округу весь Большой Кавказ, западное Предкавказье и западное Закавказье, а остальную часть Кавказского перешейка — к Среднеазиатскому округу. О средиземноморских истоках кавказской фауны говорилось и в более поздних работах (Лихарев, Раммельмайер, 1952). Крыжановский (2002), анализируя распространение ряда семейств жуков, включил Кавказ в область Древнего Средиземья. При этом причерноморская часть территории Кавказа была отнесена к Средиземноморской надпровинции, северные склоны Большого Кавказа — к европейской горно-лесной подобласти, восточное Предкавказье — к Туранской провинции. На основании же данных по распространению наземных позвоночных к Средиземноморской провинции были отнесены даже значительные территории Предкавказья (Лиховид, Семченко, 2008).

Ряд других авторов обращал особое внимание на азиатский облик фауны Кавказа (Динник, 1911) или же отводил важную роль автохтонному видообразованию на Кавказском перешейке (Верещагин, 1958, 1959; Абдурахманов, 1981; Вейнберг, 2000). Принято считать, что наиболее самобытные и оригинальные животные населяют субальпийский и альпийский пояса Кавказа. Фауна гор Кавказа сходна с фаунами других горных систем внутривершинской Евразии (Зимина, Панфилов, 1976; Зимина, Сен-Жирон, 1980; Беме, 1984).

Несмотря на различия в деталях, в настоящее время в большинстве работ принято деление Кавказского перешейка на 3 части, относящиеся к Европейско-Сибирской, Турано-Иранской и Средиземноморской подобластям Палеарктической зоогеографической области, что и было принято нами ранее (Медведев, 1996¹).

¹ В настоящей работе мы продолжаем придерживаться схемы деления суши на 7 областей по Склетеру-Уоллесу с изменениями, принятой ранее для анализа распространения фауны блоков мира (Медведев, 1996; рис. 1).

Таблица 1

Количество видов блох в сопредельных с Кавказом подобластях Палеарктики
(в скобках указано количество эндемичных видов)

Table 1. Number of fleas species in the regions of Palearctic adjacent to the Caucasus (numbers of endemic species in parentheses)

Семейства блох	Семейства							Всего
	Ceratophyllidae	Coptophyllidae	Hystriophyllidae	Ischnopsyllidae	Leptopsyllidae	Pulicidae	Vermipsyllidae	
Палеарктика	202 (176)	19 (19)	332 (324)	50 (46)	205 (198)	38 (31)	35 (34)	881 (828)
Европейско-Сибирская подобласть	68 (20)	1 (0)	116 (55)	19 (8)	53 (15)	5 (1)	11 (2)	273 (101)
Европейская провинция	52 (10)	1 (0)	97 (50)	17 (4)	33 (12)	4 (1)	10 (0)	214 (79)
Сибирская провинция	41 (3)	0 (0)	28 (2)	7 (0)	31 (1)	1 (0)	4 (0)	112 (6)
Турано-Иранская подобласть	50 (22)	15 (13)	50 (24)	12 (13)	62 (30)	18 (10)	6 (1)	213 (103)
Туранская провинция	37 (11)	7 (4)	35 (11)	9 (2)	50 (12)	15 (6)	6 (1)	159 (47)
Иранская провинция	25 (7)	10 (8)	20 (11)	5 (0)	24 (12)	9 (1)	2 (0)	95 (39)
Средиземноморская подобласть	25 (10)	1 (1)	55 (30)	15 (4)	11 (4)	17 (8)		124 (57)
Западносредиземноморская провинция	12 (6)	1 (1)	34 (11)	6 (2)	9 (2)	11 (5)		73 (27)
Восточносредиземноморская провинция	17 (4)		29 (18)	10 (2)	4 (1)	9 (3)		69 (28)
Кавказ (виды)	46	4	52	13	22	11	8	156 (23)
Кавказ (подвиды)	3		8		9		1	28

Состав фауны блох палеарктики и Кавказа

Фауна блох Кавказа насчитывает 155 видов и 21 подвид. Это составляет около 17 % от фауны Палеарктики, представленной более 900 видами и 500 подвидами (табл. 1). Виды блох, обнаруженные на Кавказе, относятся к 40 родам, или 43 % от 96 родов, известных в Палеарктике. Фауна потенциальных прокормителей блох Кавказа насчитывает около 130 видов млекопитающих (Исаков и др., 1966; Соколов, Темботов, 1989, 1993) и около 470 видов птиц (Портенко, 1958; Степанян, 1990), из которых 270 постоянно гнездятся на территории данного региона. В качестве хозяев блох отме-

чено 97 видов насекомоядных, рукокрылых, хищных, парнокопытных и грызунов. Из 155 видов блох фауны Кавказа хозяевами 132 являются млекопитающие, 23 — птицы (Котти, 2004, 2005).

В фауне Палеарктики наибольшее число видов хозяев блох являются представителями семейств полевочных и песчанковых, в меньшей мере — хомяковых. Из других отрядов млекопитающих в качестве хозяев блох отмечаются виды зайцеобразных и насекомоядных. Большинство видов блох (88 из 150) фауны Кавказа также паразитирует на грызунах, из которых 51 вид указывался в качестве постоянных хозяев. Много меньше видов блох являются паразитами млекопитающих из других отрядов. Так, 13 видов блох паразитируют на 11 видах насекомоядных, 13 видов блох — на 13 видах рукокрылых, 14 видов блох — на 20 видах хищных. Только 2 вида блох паразитируют на парнокопытных. 54 вида птиц на Кавказе являются постоянными хозяевами 23 видов блох из 4 родов (Котти, 2004, 2005).

Подавляющее большинство видов фауны Палеарктики (83 %) принадлежит к 3 семействам — *Hystrichopsyllidae*,² *Ceratophyllidae* и *Leptopsyllidae*, которые имеют здесь богатую и разнообразную фауну. Палеарктические эндемичные роды в сем. *Hystrichopsyllidae* составляют более 50 %, в сем. *Ceratophyllidae* — 46 %, в сем. *Leptopsyllidae* — 65 %. В фауне Палеарктики представлены также виды еще 6 семейств блох: *Ischnopsyllidae*, *Pulicidae*, *Vermipsyllidae*, *Coptopsyllidae*, а также *Stivaliidae* и *Tungidae*. Последние два семейства в фауне Кавказа отсутствуют (табл. 1).

Сем. *Hystrichopsyllidae* можно отнести к всесветно распространенному. Однако в Палеарктике оно представлено наибольшим (более 330) числом видов, превосходя фауны всех остальных зоогеографических областей вместе взятых почти в 1.3 раза. Общее число родов, представленных в фауне Палеарктики, в 1.3 раза больше числа родов фауны Неарктики. Однако по числу палеарктических эндемичных родов она, напротив, в 1.8 раза меньше фауны Неарктики (Медведев, 2000).

Еще одно крупное и широко распространенное семейство блох — *Ceratophyllidae* — представлено в Палеарктике числом видов также почти в 1.2 большим, чем в фаунах других областей. В то же время сем. *Ceratophyllidae* насчитывает в Палеарктике и Неарктике одинаковое число родов (24). Наименьшее число видов сем. *Ceratophyllidae* присуще Афротропической области (однако здесь все его виды эндемичные). Большинство таксонов сем. *Leptopsyllidae* — 85 % от общего числа видов и 67 % от общего числа родов — сосредоточено в Палеарктике, однако ряд небольших по объему родов являются эндемиками Неарктической, Афротропической и Индо-Малайской областей.

Как было показано ранее, наибольшее число эндемичных родов и видов семейств *Hystrichopsyllidae* (инфраотряд *Hystrichopsyllophora*), *Ceratophyllidae*, *Leptopsyllidae* и *Ischnopsyllidae* (инфраотряд *Ceratophyllophora*)³ отмечается в Центрально- и Восточноазиатских подобластях Пале-

² В настоящей статье мы придерживаемся точки зрения на единство сем. *Hystrichopsyllidae* (Медведев, 2009б).

³ Подразделение отряда блох на 4 инфраотряда нами было предложено ранее (Медведев, 1994, 1998б, 2009б).

арктики. В распространении таксонов другого инфраотряда блох — Pulicomorpha — просматриваются связи фаун Африки и Азии, Африки и Южной Америки. Можно предположить, что в Африке существовала предковая группа поликоморфных блох (Медведев, 2006). Так, например, виды монотипного сем. *Coptopsyllidae* распространены в Передней и Средней Азии, паразитируя на сусликах и песчанках, а также тушканчиках. Сем. *Pulicidae* наиболее богато представлено в Афтропической области. В пределах же Палеарктики наиболее высокий процент числа его эндемиков отмечается в Турано-Иранской, Средиземноморской и Сахаро-Аравийской подобластях. В Восточноазиатской подобласти эндемичные виды сем. *Pulicidae* отсутствуют. Можно предположить, что через Европу из Африки в Азию и в Северную Америку проникли паразиты хищных и копытных — блохи сем. *Vermipsyllidae* (включает 3 рода с 39-ю видами).

По общему числу родов фауна Кавказа несколько превосходит фауну Средиземноморской подобласти, но меньше фаун Европейско-Сибирской и Турано-Иранской подобластей. По числу видов фауна Кавказа также близка к Средиземноморской подобласти, несколько превосходя ее. Однако она значительно — соответственно в 2.2 и 1.7 раза — уступает фаунам Европейско-Сибирской и Турано-Иранской подобластей. По числу видов фауна Кавказа в 1.7 меньше фауны Европейской провинции, близка к Туранской и значительно превосходит Иранскую провинцию.

Для Палеарктики характерен высокий процент эндемичных видов, составляющих 94 % от общего объема ее фауны, эндемичные же роды (43) в этой зоogeографической области составляют менее половины (47 %) от их общего числа. При этом наиболее высокая доля (около 70 %) эндемичных видов блох отмечается в Восточноазиатской подобласти. В фауне Турано-Иранской и Средиземноморской подобластей, а также Европейской провинции на долю эндемичных видов приходится от 30 до 40 %. На Кавказе обитают 23 вида-эндемика, составляющие 17 % от общего числа видов блох в данном регионе. При этом на Кавказе нет ни одного эндемичного рода или подрода блох. Некоторые эндемичные виды относятся к родам, представленным преимущественно или полностью горными видами. Таковы представители родов *Callopsylla*, *Paradoxopsyllus*, *Wagnerina* и *Paraneopryssyla*. Все они приурочены к горам Южной Палеарктики, возникшим в период альпийского орогенеза. В настоящее время ареалы этих родов разорваны.

Значительная часть (15 видов, или 63 %) кавказских видов-эндемиков относится к сем. *Hystrichopsyllidae* и, в частности, к роду *Ctenophthalmus*. В целом виды-эндемики сем. *Hystrichopsyllidae* в фауне Палеарктики также образуют значительную часть (около 40 %) от общего числа эндемичных видов. Так, из трех подобластей, к которым относится Кавказ, наиболее высокий процент видов-эндемиков сем. *Hystrichopsyllidae* отмечается в Европейской (63 %) и Восточносредиземноморской (50 %) провинциях. Для сравнения следует отметить, что в Сибирской провинции виды-эндемики этого семейства составляют только 33 %, в Туранской и Иранской провинциях — не многим более 20 %.

Соотношение числа видов и родов различных семейств блох в фаунах Кавказа и Палеарктики в целом различны. Например, виды сем. *Ceratophyllidae* в фауне Кавказа составляют 30 %, тогда как их доля в фауне Па-

Таблица 2

Распределение видов различных семейств блох фауны Кавказа по типам ареалов

Table 2. Distribution of Caucasan flea species from different families by the types of their geographic ranges

Типы ареалов	Семейства							Общий итог
	Hystrichopsyllidae	Ceratophyllidae	Leptopsyllidae	Ischnopsyllidae	Pulicidae	Vermipsyllidae	Coptopsyllidae	
Голарктический		1						1
Голарктическо-カリбский		1						1
Траснпалеарктический	3	18	5	3		1	1	30
Западнопалеарктический	33	9	6	5	3	1	1	58
Западно-центральнопалеарктический	11	11	7	4	1	5		40
Западно-центральнопалеарктическо-индийский				1				1
Центральнопалеарктический	4	3	2		1	1	2	13
Центрально-восточнопалеарктический			1					1
Центрально-восточнопалеарктическо-неарктический		1			1			3
Восточнопалеарктический		1	1					1
Космополиты		1			5			6
Всего видов	51	46	22	13	11	8	4	155

леарктики ниже — 23 %. Доли же родов сем. Ceratophyllidae в фауне Палеарктики и Кавказа одинаковы. Виды сем. Hystrichopsyllidae в фауне Кавказа составляют около трети, в фауне Палеарктики — около 40 %. Роды сем. Hystrichopsyllidae в фауне Кавказа составляют 25 %, что несколько больше, чем их доля в фауне Палеарктики в целом.

Сравнительный анализ ареалов затруднен различиями подходов, применяемых исследователями. Ввиду этого при типологизации ареалов следовало бы применять наиболее универсальные термины и названия, но при этом желательно использовать несколько дополняющих и уточняющих друг друга систем понятий и названий. Таким образом, распространение одного и того же таксона может быть охарактеризовано с помощью названий как зоogeографических, так и ландшафтно-зональных или физико-географических макровыделов и объектов (Медведев, 2009а). В настоящей работе применяются наименования типов ареалов, образованных из названий крупных зоogeографических и физико-географических макровыделов.

Ареалы блох фауны Палеарктики делятся на 7 крупных категорий, отражающих ее связи с фаунами других областей. В свою очередь эти категории подразделяются на 61 тип и 56 подтипов ареалов (Медведев, 1998а). Ареалы видов блох фауны Кавказа можно сгруппировать по их принадлежности к некоторым типам. Первый из них — западнопалеарктический,

или европейско-североафриканский, тип ареалов присущ трети видов (58) блох фауны Кавказа (табл. 2). 40 видов блох имеют западно-центрально-пальеарктический, 30 видов — транспалеарктический тип ареалов. Среди видов с западнопалеарктическими ареалами преобладают виды сем. *Hystrichopsyllidae*, а среди них — виды родов *Ctenophthalmus* и *Palaeopsylla*. Среди видов с западно-центрально-пальеарктическими ареалами значительна доля видов сем. *Ceratophyllidae*. В совокупности виды с этими 3 типами ареалов составляют 83 % от всего видового состава фауны блох Кавказа. Кроме того, среди блох фауны Кавказа представлены 13 видов с центрально-пальеарктическими, или западносибирко-азиатскими, ареалами. Несколько видов из сем. *Ceratophyllidae* имеют голарктические ареалы. Это, например, блохи *Oropsylla (Oropsylla) idahoensis* и *Dasypsyllus (Dasypyllus) gallinulae*. Обширный средиземноморско-турано-индийский ареал имеет паразит летучих мышей рода *Tadarida* — блоха *Araeopsylla gestroi*. Хозяева этого рода хозяев широко представлены в субтропическом и тропическом поясах.

Ареалы видов блох фауны Кавказа могут быть сгруппированы иначе (табл. 3). Так, в группу I следует включить эндемичные виды Кавказа. Группа II объединяет виды с ареалами, охватывающими отдельные зоогеографические провинции. К группе III можно отнести виды с более широкими ареалами в пределах двух соседних провинций в Европейско-Сибирской подобласти. Они могут охватывать Европейскую провинцию и провинции Средиземноморской подобласти, Европейскую и Туранскую провинцию, Европейскую и Иранскую провинцию. Группу IV составляют виды с наиболее широкими ареалами. Эти ареалы охватывают Европейско-Сибирскую подобласть, а также ряд других подобластей Палеарктики. Видам из этой группы присущи, например, такие ареалы, как европейско-турано-центральноазиатские или средиземноморско-турано-центральноазиатские. Виды блох с космополитическим распространением объединяются в отдельную группу.

Как указывалось выше, к группе I относятся 23 вида. Это, в частности, *Chaetopsylla (C.) caucasica* (*Vermipsyllidae*) и *Coptopsylla caucasica* (*Coptopsyllidae*), *Callopsylla (C.) kazbegiensis* и *Amalaraeus improvisus* (*Ceratophyllidae*), *Paradoxopsyllus gussevi*, *Amphipsylla transcaucasica*, *A. georgica* (*Leptopsyllidae*), *Ischnopsyllus (I.) dolosus* и *I. (H.) transcaucasicus* (*Ischnopsyllidae*). Однако большую часть видов-эндемиков Кавказа составляют представители сем. *Hystrichopsyllidae*. Это, в частности, блохи *Palaeopsylla osetica* и *Paraneopsylla dampfi*, а также 12 видов из рода *Ctenophthalmus*, из которых 10 принадлежат к обширному подроду *Euctenophthalmus*.

Подрод *Euctenophthalmus* насчитывает более 38 видов. Они широко, кроме Сахаро-Аравийской подобласти, распространены в Палеарктике. Наибольшее же число видов подрода *Euctenophthalmus* отмечается в Европейской провинции (20 видов здесь представлены всего, 13 из них — эндемичные) и в Турано-Иранской подобласти (12 видов всего, из них 8 — эндемичные). В фауне же Кавказа обнаружены такие виды-эндемики, как паразиты грызунов блохи *Ctenophthalmus (E.) intermedius*, *C. (E.) parvus*, *C. (E.) strigosus*, *C. (E.) bogatschevi*, *C. (E.) euxinicus*, *C. (E.) schuriscus*, *C. (E.) dagestanicus*, *C. (E.) teres*, *C. (E.) wladimiri* и *C. (E.) kazbek*. Некоторые из этих блох, являющихся близкими видами или подвидами, вакари-

Таблица 3

Распределение видов различных семейств блох фауны Кавказа по группам и подгруппам типов ареалов

Table 3. Distribution of Caucasian flea species from different families by the groups and subgroups of the types of their geographic ranges

Типы ареалов	Семейства						Всего видов
	Ceratophyllidae	Coptopsyllidae	Hystrichopsyllidae	Ischnopsyllidae	Leptopsyllidae	Pulicidae	
Группа I Эндемики Кавказа	2	1	14	2	3		1 23
Группа II							
Европейские	5		16	2	1		24
Средиземноморские					1	1	2
Иранские	1	1			1		3
Туранские	2		4			1	8
Турано-иранские			1				1
Всего в группе II	8	1	21	2	3	2	1 38
Группа III							
Европейско-туранские	3		4	2	3		2 14
Европейско-иранские	1		2				3
Европейско-турано-иранские	1	1	1			1	4
Европейско-средиземноморские	1		2	1		1	5
Средиземноморско-турано-иранские						1	
Турано-ирано-центральноазиатские	1	1	1		1	1	5
Европейско-сибирские	5			3	1		9
Всего в группе III	12	2	19	6	5	3	3 41
Группа IV							
Европейско-сибирско-азиатские	13		3		4	1	21
Средиземноморско-азиатские	4		1	1	1	1	8
Сибирско-турано-центральноазиатские	1		2		2	1	3
Европейско-азиатские	2		1	2	2		7
Европейско-средиземноморско-азиатские	1				2		7
Европейско-средиземноморско-азиатско-неарктическо-カリбский	1						1
Европейско-средиземноморские	1						1
Всего в группе IV	23		7	3	11	1	3 48
Группа V							
Космополиты	1					5	
Всего видов	46	4	52	13	22	11	8 156

ируя на территории, простирающейся вдоль осевых и передовых хребтов Большого Кавказа. Так, в направлении с северо-запада на юго-восток блоха *Ctenophthalmus (E.) parvus* сменяет *C. (E.) shovi*, а блоха *C. (E.) bogatschevi* — *C. intermedium*. Сходная картина распространения отмечается у 3 подвидов *C. (E.) schuriscus*. Они сменяют друг друга в последовательности *C. s. hypanis* — *C. s. riciensis* — *C. schuriscus*. На Малом Кавказе и Джа-

вахетско-Армянском нагорье с запада на восток чередуются виды *C. (E.) schuriscus*, *C. (E.) strigosus*, *C. (E.) teres*, *C. (E.) wladimiri* (Алания и др., 1970). В роде *Ctenophthalmus* эндемичными видами является также *C. acuminatus*, принадлежащий к небольшому подроду *Palaeostenophthalmus*, и 2 вида подрода *Medioctenophthalmus*: блохи *C. kirschenbatti* и *C. bifurcus*. Все эти виды паразитируют на хозяевах с неглубокими норами и, таким образом, жизнь этих блох находится в тесной связи с гидротермическими особенностями окружающей местности.

К группе космополитических видов можно отнести паразита крыс *Nosopsyllus (N.) fasciatus* из сем. Ceratophyllidae, а также 4 вида сем. Pulicidae. Один из них — *Pulex irritans* известен как человеческая блоха. Блохи этого вида в последнее время стали редки на человеке. Однако на Кавказе они обнаруживаются на своих естественных хозяевах — хищных млекопитающих, имеющих норы. Кроме того, космополитами являются паразит домашних птиц — блоха *Echidnophaga gallinacea*, паразит черной и серой крыс, обитающий в отапливаемых помещениях — блоха *Xenopsylla cheopis*, а также паразиты кошек и собак — блохи *Ctenocephalides felis* и *C. canis*.

В рамках отдельной журнальной публикации нет возможности подробно рассматривать состав 3 других групп видов блох. Распределение числа видов по группам ареалов приведены в табл. 3. Из нее следует, что по числу виду группы II, III и IV имеют приблизительно близкий состав. Однако здесь можно обратить внимание на несколько особенностей фауны Кавказа. Так, из 127 видов группы II, III и IV значительное число составляют виды с европейскими ареалами. Из 25 видов с европейскими ареалами 16 принадлежат к сем. Hystrichopsyllidae. Это 9 видов из 5 подродов рода *Ctenophthalmus* и 5 видов рода *Palaeopsylla*. Европейские ареалы имеют также по 1 виду из родов *Hystrichopsylla* и *Rhadinopsylla*. 14 видов семейств Hystrichopsyllidae, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae имеют европейско-турецкие ареалы. Среди 9 видов с европейско-сибирскими ареалами представители сем. Hystrichopsyllidae отсутствуют, но имеются представители сем. Ceratophyllidae из родов *Callopsylla* (1 вид), *Ceratophyllus* (1 вид), *Megabothris* (2 вида) и *Nosopsyllus* (1 вид). Кроме того, европейско-сибирские ареалы имеют паразиты летучих мышей рода *Ischnopsyllus* (3 вида) (Ischnopsyllidae) и грызунов рода *Peromyscopsylla* (1 вид) (Leptopsyllidae).

Двадцати одному виду блох фауны Кавказа присущи широкие ареалы, охватывающие Европейско-Сибирскую, Турано-Иранскую, Центрально- и Восточноазиатские подобласти. Ареалы некоторых из них также включают и подобласти Неарктики — Западноамериканскую или Канадскую. Среди видов с широкими ареалами большая часть — 13 видов — принадлежат к сем. Ceratophyllidae, из которых 9 видов являются паразитами птиц из рода *Ceratophyllus*.

В целом ареалы, включающие Европейско-Сибирскую подобласть, присущи 30 видам блох фауны Кавказа. Треть из этих видов составляют виды рода *Ceratophyllus*. В целом такие ареалы имеют виды 5 семейств из 7, представленных на Кавказе. Среди них отсутствуют представители «южных» по характеру распространения семейств Pulicidae и Coptopsyllidae. Внесибирские европейско-турано-иранские ареалы свойственны 21 виду фауны Кавказа. Среди них преобладают виды семейств Hystricho-

psyllidae (7 видов) и Ceratophyllidae (5 видов), отмечен 1 вид сем. Coptopsyllidae. Европейско-средиземноморские ареалы имеют 12 видов из 10 родов, среди которых также отсутствуют представители сем. Coptopsyllidae.

Внеевропейские средиземноморские и средиземноморско-азиатские ареалы присущи только 3 видам: восточносредиземноморско-туррано-иранский ареал — у паразита барсука и обыкновенной лисицы *Echidnophaga popovi* (Pulicidae), средиземноморский ареал — у паразита серой и черной крыс *Echidnophaga murina* и у паразита землероек-белозубок *Leptopsylla algira*.

Внеевропейские и внесредиземноморские ареалы присущи также небольшой группе из 5 видов. Она включает, например, *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) lewisi* с сахаро-аравийско-туррано-иранским ареалом. Кроме того, 2 вида блох — паразитов песчанок — характеризуются туррано-ирано-центральноазиатскими ареалами. Это *Nosopsyllus (Gerbillophilus) laeviceps* и *Xenopsylla conformis*. Турано-центральноазиатскими ареалами характеризуется паразит мелких грызунов *Leptopsylla nana* и песчанок *Coptopsylla lamellifer*.

Особенности распространения отдельных родов блох

Ряд крупных родов сем. Hystrichopsyllidae в фауне блох Кавказа насчитывает небольшое число видов. Все эти роды наиболее широко представлены в Восточно- и Центральноазиатской подобластиях. Из них следует отметить голарктическо-индо-малайский род *Neopsylla*, виды которого являются паразитами наземных беличьих, мышиных и полевочных. В Восточноазиатской подобласти представлено 30 из 48 видов рода *Neopsylla* (Медведев, 1998). В фауне же Кавказа (и Европейской провинции в целом) род *Neopsylla* известен только по 2 видам из 42, известным в фауне Палеарктики. Так, на Кавказе распространен политипический вид *N. pleskei* с широким европейско-сибирско-туррано-центрально-восточноазиатским ареалом. Кавказская форма этого вида выделена в подвид *N. pleskei caucasica*. Другой политипический вид — *N. setosa* — также характеризуется широким европейско-сибирско-турранским-центрально-восточноазиатским ареалом. На Кавказе обитают его номинативная форма и подвид *N. s. spinea* с европейско-турранским ареалом.

Голарктический род *Rhadinopsylla* в фауне Кавказа насчитывает только 4 вида из 63 известных всего и 52 вида, известных в фауне Палеарктики. Блохи рода *Rhadinopsylla* паразитируют в холодное время года (с осени до весны) на хомяковых, мышиных и полевочных. Этот род представлен в Европейско-Сибирской, Восточно- и Центральноазиатских подобластиях равным количеством видов — по 17—18 видов в каждой. При этом фауна Европейской провинции насчитывает 14 видов, включая 7 эндемиков, а Восточносредиземноморской провинции — 7 видов, из которых 6 — эндемичные. Всего же в фауне Средиземноморской подобласти насчитывается 11 видов (9 из них эндемичные) из рода *Rhadinopsylla*. На Кавказе обитает блоха *Rh. (Actenophthalmus) acuminata* с узким европейским ареалом, а также 3 другие вида этого рода с более широкими. Ареал

Rh. (Rh.) cedestis охватывает Европейскую и Туранскую провинции, а также Центральноазиатскую подобласть. Представленная на Кавказе блоха *Rh. (Rh.) ucrainica* имеет европейско-турано-иранский, а блоха *Rh. (Ralipsylla) li* — европейско-сибирско-центральноазиатский ареал. При этом на Кавказе последний вид представлен номинативным подвидом.

Паразиты насекомоядных — землероек рода *Palaeopsylla* в фауне Кавказа принадлежат к 6 видам (*P. (P.) alpestris*, *P. (P.) caucasica*, *P. (P.) gromovi*, *P. (P.) obliqua*, *P. (P.) osetica* и *P. (P.) vartanovi*) с европейскими ареалами. Всего же этот род насчитывает более 50 видов, из которых 49 — палеарктические. Ареал рода *Palaeopsylla* в целом охватывает Палеарктическую и Индо-Малайскую области. Как и у двух предыдущих родов, значительная часть видов (25 из 51) рода *Palaeopsylla* представлена в Восточноазиатской подобласти. Особенностью распространения этого рода является его широкая представленность в Европейской провинции, фауна которой насчитывает 16 видов (из них 12 эндемики) (в Сибирской провинции его виды отсутствуют). Фауна Средиземноморской подобласти насчитывает 10 видов (из них 6 эндемичные) данного рода, в Иранской провинции имеется только 2 эндемичных вида.

Голарктическо-неотропический род *Hystrichopsylla*, объединяющий паразитов насекомоядных и грызунов, в фауне Кавказа представлен только 2 видами (из 20 всего известных и 13 видов, известных в Палеарктике). Распространение данных видов указывает на значительную роль Европейской провинции в формировании фауны блох Кавказа. В частности, европейский ареал присущ блохе *H. (H.) satunini*. Политипический вид *H. (H.) talpae* характеризуется европейско-средиземноморским типом ареала. В фауне Кавказа известен его номинативный подвид с европейским ареалом. Роду *Hystrichopsylla* также свойственно заметное преобладание доли восточноазиатских видов (7), из которых все являются эндемиками. От 2 до 3 эндемичных видов имеется в Европейско-Сибирской и Центральноазиатской подобластях. Для большинства других родов сем. *Hystrichopsyllidae*, представленных в фауне Кавказа, также характерны широкие ареалы, при этом доля восточно- и центральноазиатских видов у них также велика.

На Кавказе обитает около 470 видов птиц, из которых 270 видов относят к постоянно гнездящимся в данном регионе. В фауне Кавказа из 46 видов сем. *Ceratophyllidae* 17 (40 %) являются паразитами птиц из рода *Ceratophyllum*. В мировой фауне род *Ceratophyllum* насчитывает более 64 видов, большая часть из которых (62 вида) приурочена к Голарктике. В фауне Палеарктики в целом виды данного рода составляют около 20 % от общего числа видов сем. *Ceratophyllidae* (46 из 201 вида). Однако в Европейской провинции их доля в семействе наибольшая среди других подобластей Палеарктики и составляет около 50 %. В фауне Сибирской провинции доля видов из рода *Ceratophyllum* в сем. *Ceratophyllidae* также велика и составляет более 40 %.

В пределах рода *Ceratophyllum* выделяют номинативный подрод, объединяющий большую часть видов (25), а также 5 подродов меньшего объема, насчитывающих от 2 до 10 видов в каждом. В фауне Кавказа представлены подроды *Ceratophyllum* (11 видов) и *Emmareus* (6 видов), имеющих голарктическое распространение. Кроме того, в фауне Кавказа известен

1 вид (из 10) подрода *Monopsyllus* — *C. (M.) sciurorum*, паразитирующего на белках и сонях. В фауне Кавказа отсутствуют представители небольших по объему видов голарктических подродов *Celeophilus* (2 вида) и *Rosickyia*-*na* (1 вид). Исходя из распределения подродов и видов, можно предположить, что формирование фауны Кавказа голарктического рода *Ceratophyllus* происходило по берингийско-североазиатскому пути распространения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеонтологические данные о блохах Кавказа отсутствуют.⁴ Ввиду этого о возможных этапах формирования фауны Кавказа можно судить по косвенным данным, включая палеогеографические реконструкции (Scotesse, Golonka, 1993; Scotesse, 2010) и данные об ископаемых находках млекопитающих (Верещагин, 1959; Громов, Баранова, 1981; Барышников, Баранова, 1983; Мялковский, 1983; Шевырева, 1983).

Палеонтологические данные позволяют относить начало истории териофауны Кавказа к олигоцену (33—23 млн. тому назад). Формирование горно-лесного комплекса Кавказа связывают со средним миоценом. Установившиеся в конце неогенового периода сухопутные связи со смежными территориями создали возможность вселения на Кавказ животных разных фаунистических комплексов. Так, в самом конце плиоцена стало проявляться северное фаунистическое влияние, которое начало сказываться при дальнейшем похолодании климата (Верещагин, 1959). Полагают, что периоды усиления аридности климата способствовали проникновению на Кавказ таких обитателей степей, полупустынь и пустынь Передней Азии и Казахстана, как ушастый еж, каменная куница, заяц-русак и малоазийский суслик. В более влажные и холодные эпохи сюда вторгались виды из широколиственных и хвойных лесов Европы. Это, вероятно, были гигантская вечерница и нетопырь Натузиуса, лесная куница, горностай и мышь-малютка. Судя по палеонтологическим данным, значительная часть таких иммигрантов, как пищухи, большая песчанка впоследствии вымирала. Однако многие виды нашли на Кавказе благоприятные условия существования (Исаков и др., 1966).

О путях и этапах формирования фауны блох можно судить также, исходя и из палеогеографических данных. Полагают, что в течение палеоцена и до середины эоцена (65—45 млн. лет назад) существовали возможности обменами фаунами между Европой и Америкой через Гренландию, между Европой и Африкой и между Азией и Северной Америкой (Scotesse, Golonka, 1992). Имевшиеся в этот период «мосты» оказали влияние на пути формирования фауны западной части Палеарктики и непосредственно Кавказа. Европейско-американским «мостом» могло быть обусловлено распространение в западной части Палеарктики паразитов зайцевых — блох рода

⁴ Самая древняя находка возможного предка современных блох датируется меловым периодом (Rick, 1970). Более поздние ископаемые Siphonaptera относятся к неогеновому периоду. Хорошая сохранность в балтийском и доминиканском янтарях позволяет отнести их к некоторым современным родам *Palaeopsylla* (Peus, 1968) и *Pulex* (Poinar, 1995; Lewis, Grimaldi, 1997).

Odontopsyllus (Leptopsyllidae) и трибы Spilopsyllini (Pulicidae), а также полевок — блох рода *Atyphloceras* (Hystrichopsyllidae). По европейско-африканскому мосту мог происходить обмен видами рода *Ctenophthalmus* между древней Европой и Африкой. По берингийскому мосту, находящемуся в высоких широтах, в условиях сезонных климатических изменений могли распространяться более холдоустойчивые формы. К ним относятся представители ряда подсемейств Hystrichopsyllidae, Ceratophyllidae и Leptopsyllidae.

С середины олигоцена (30 млн. лет назад) восстанавливается прямая связь Европы и Азии, происходит обмен между их фаунами. Так, виды родов *Ctenophthalmus* и *Palaeopsylla* проникают из Европы в Азию, а из Азии в Европу — виды семейств Ceratophyllidae и Leptopsyllidae, а также подсем. Hystrichopsyllinae. Возможно, из Европы в Азию проникли в этот период и блохи сем. Vermipsyllidae (Медведев, 1996).

Формирование фауны Кавказа во многом было обусловлено процессами, происходящими в границах Средиземья, т. е. древнего Средиземного моря, или Тетиса, охватывавшего в верхнемеловом и палеогеновом периодах Южную Европу, Северную Африку, Переднюю, Среднюю и Центральную Азию (Крыжановский, 1965, 2002; Олсуфьев, 1977; Артемьев, 1983). Крыжановский (2002) отмечал, что энтомофауна области Древнего Средиземья столь же неоднородна, как и его физико-географические условия, но объединяется сходством истории. Усыхающая территория Тетиса была ареной переселений и смешений boreальных и тропических фаун.

В миоцене, т. е. до начала неогена (23 млн. лет тому назад), древний океан Тетис отделял континентальные плиты Европы и северной Азии от Африканской и Индийской плит. Судя по палеогеографическим реконструкциям с позднего палеоцена (59.2 млн. лет тому назад) и по крайней мере до среднего миоцена (14 млн. лет тому назад) Кавказ являлся обособленной от континентальных плит территорией, представляя собой остров. Так, в верхнем олигоцене остров Большого Кавказа был отделен Закавказским проливом от Малого Кавказа, представляющим собой архипелаг из ряда островов. В этот период соотношение площадей гор и равнин в рельфе Кавказа приобретает близкое к современному виду состояние, а его животный мир состоял из теплолюбивых форм, близких к современным обитателям тропической зоны Евразии и Африки.

Исходя из вышесказанного следует, что длительный период фауна блох Кавказа могла формироваться по типу островной. Она могла пополняться благодаря временно существующим «мостам», которые соединяли Кавказ с континентальными плитами. Так, в среднем эоцене (около 50 млн. лет тому назад) островное поднятие Кавказа, возможно, соединялось временными мостами с европейской континентальной плитой, которая в этот период была отделена от Азиатской плиты Тургайским проливом. Вероятно, такие мосты могли возникать с Анатолийской плитой, или современной Малой Азией, которая представляла собой остров или полуостров Азии. Следствием наличия «европейских» мостов могло быть проникновение видов паразитов насекомоядных — блох рода *Palaeopsylla*, а также паразитов грызунов — блох рода *Ctenophthalmus* (Hystrichopsyllidae). Вероятно, таким образом на Кавказ проникла блоха полевок *Atyphloceras nuperum* (Hystrichopsyllidae).

Следствием «западноазиатских» связей могло быть распространение на Кавказе представителей родов *Paradoxopsyllus*, *Wagnerina* и *Paraneopsylla*, представленными здесь отдельными видами-эндемиками. О проникновении на территорию Кавказа в эоцене представителей данных родов сем. *Hystrichopsyllidae* указывает наличие значительного числа эндемичных видов именно из этих родов.

Особенностями палеогеографии позднего палеогена, вероятно, обусловлен восточнопалеарктический путь формирования фауны блох Кавказа. Около 25 млн. лет тому назад в олигоцене Кавказ является полуостровом Западной Азии. Он примыкает к современным территориям Малого Кавказа, Армянского и Иранского нагорий. В то же время Кавказ был отделен западной оконечностью Палеотетиса от северной части европейской плиты. Можно предположить, что в этот период на Кавказ проникают виды блох, ареалы которых охватывают Восточно- и Центральноазиатскую подобласти, а также Среднюю и Переднюю Азию. По восточно-центральноазиатско-турано-иранскому пути расселялись, вероятно, блохи родов *Neopsylla*, *Rhadinopsylla*, *Hystrichopsylla* и ряда других. Это, например, блоха *Neopsylla pleskei* с широким европейско-сибирско-турано-ирано-центрально-восточноазиатским ареалом, или *Radinopsylla (Rh.) cedestis* с европейско-турано-центральноазиатским ареалом. В середине миоцена (13 млн. лет тому назад) Евразия уже представлена единой плитой. На Кавказ через Балканы и Малую Азию могли проникать европейско-сибирские виды. Таким образом, распространялись виды родов *Ceratophyllus* и *Megabothris*, ряд видов блох рода *Ischnopsyllus*. Следует учитывать, что более точно говорить о путях распространения отдельных видов и групп можно на основании детального анализа в настоящем и прошлом распространения их хозяев.

В заключении следует еще раз обратить внимание на то, что эндемичная фауна блох Кавказа представлена только видами, тогда как надвидовые таксоны ранга рода и подрода в регионе отсутствуют. Нельзя исключать то, что они остаются нам неизвестными в силу отсутствия палеонтологических данных. Однако, можно предполагать возможность их отсутствия по существу. В связи с этим возникает вопрос, почему на данной территории, несмотря на длительное существование в прошлом изолирующих факторов, не сформировались таксоны блох надвидового ранга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-00917-а) и Министерства образования и науки Российской Федерации.

Список литературы

Абдурахманов Г. М. 1981. Состав и распределение жесткокрылых восточной части Большого Кавказа. Махачкала: Дагнигоиздат. 269 с.

- Алания И. И., Дзнеладзе М. Т., Ростибаев Б. А., Ширанович П. И. 1971. Опыт ландшафтно-экологического анализа фауны мелких млекопитающих и их блох Аджарской АССР. Зоол. журн. 50 (4) : 561—571.
- Аргиропуло А. И. 1935. Блохи (Aphaniptera) Закавказья. Определительные таблицы. Тр. Азербайджан. ин-та микробиол. и эпидемиол. Баку. 1: 119—216.
- Артемьев М. М. 1983. Fauna и zoogeografia moskitov (Diptera, Phlebotominae) oblasti Drevnego Sredizemya. В кн.: Экология и биогеография в Афганистане. М.: Наука. 141—164.
- Барышников Г. Ф., Баранова Г. И. 1983. Грызуны верхнего палеолита Большого Кавказа. В кн.: Fauna, систематика и биология млекопитающих. Л.: Наука. 100—138.
- Беме Р. Л. 1984. Особенности распространения горных птиц Южной Палеарктики (эндемизм горной авифауны). В кн.: Ornithologija. М.: Наука. 19: 3—12.
- Вейнберг П. И. 2000. История фауны крупных млекопитающих. В кн.: Животный мир Республики Северная Осетия — Алания. Владикавказ: Проектпресс. 20—23.
- Верещагин Н. К. 1958. Млекопитающие — Mammalia. В кн.: Животный мир СССР. Горные области Европейской части СССР. Кавказ. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 5: 180—219.
- Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 704 с.
- Гааке В. 1896. Происхождение животного мира. СПб.: Просвещение. 628 с.
- Громов И. М., Баранова Г. И. 1981. Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука. 456 с.
- Динник Н. Я. 1911. Общие замечания о фауне Кавказа. Тр. Ставропольск. общ-ва для изучения Северо-Кавказского края в естественноисторическом, географическом и антропологическом отношениях. СПб. 1: 1—15.
- Дятлов А. И., Антоненко А. Д., Грижебовский Г. М., Лабунец Н. Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь. 345 с.
- Зимина Р. П., Панфилов Д. В. 1976. Географические особенности высокогорной биоты внутропической Евразии. В кн.: Высокогорная экология. М. 18—19.
- Зимина Р. П., Сен-Жирон М. 1980. Сравнительные черты биогеографии. В кн.: Альпы-Кавказ. М.: Наука. 287—290.
- Иоффе И. Г., Микулин М. А., Скалон О. И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина. 370 с.
- Иоффе И. Г., Скалон О. Н. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. М.: Медицина. 275 с.
- Исаков Ю. А., Зимина Р. П., Панфилов Д. В. 1966. Животный мир. В кн.: Кавказ. М.: Наука. 256—304.
- Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. 1980. Ботанико-географическое районирование. Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10—20.
- Котти Б. К. 1985. О приуроченности ареала блох рода *Paradoxopsyllus* Miy. et Koidz. к горам юга азиатской части Палеарктики. В кн.: Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь. 33.
- Котти Б. К. 1987. Блохи грызунов горной части междуречья Кубани и Большой Лабы. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь. 331—332.
- Котти Б. К. 1988. Блохи мелких млекопитающих горной части междуречья Кубани и Большой Лабы. В кн.: Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь. 8—10.
- Котти Б. К. 2002. Zoogeографическая характеристика блох (Siphonaptera) Кавказа. В кн.: XII съезд Рус. энтомол. общ-ва. Тез. докл. СПб. 182.
- Котти Б. К. 2004. Блохи (Siphonaptera) Кавказа: экология, зоогеография, значение в природных очагах чумы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ставрополь. 36 с.
- Котти Б. К. 2005. К зоогеографии Кавказа. В кн.: Современная биогеография. М.; Ставрополь. 2: 216—223.
- Котти Б. К. 2006. Основные итоги изучения блох (Siphonaptera) в Кавказском регионе. Матер. 1 Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб.: ЗИН РАН. 93—96.
- Котти Б. К., Агаева Н. С., Мамедов О. М. 1999. Блохи краснохвостой песчанки в Восточной Джейранчели. Мед. паразитол. 3: 31—32.

- Котти Б. К., Ткаченко В. С., Коржов П. Н. 2002. Экология грызунов поливных земель Восточного Ставрополья. Кн.: Природные ресурсы и экологическое образование на Северном Кавказе. Ставрополь. 69—70.
- Котти Б. К., Труфанов Г. В. 1993. Распространение блох в Приэльбрусье. В кн.: Фауна Ставрополья. Ставрополь. 5: 44—46.
- Крыжановский О. Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л.: Наука. 419 с.
- Крыжановский О. Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 237 с.
- Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. 1952. Наземные моллюски Фауны СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 512 с.
- Лиховид А. А., Семченко А. Ю. 2008. Зоогеографическое районирование Предкавказья. Вопр. совр. науки и практики. Университет им. В. И. Вернадского. 3 (2) : 106—113.
- Медведев С. Г. 1994. Морфологические основы классификации отряда блох (*Siphonaptera*). Энтомол. обозр. 73 (1) : 22—43.
- Медведев С. Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (*Siphonaptera*). Энтомол. обозр. 75 (4) : 815—833.
- Медведев С. Г. 1997а. Паразито-хозяйственные связи семейств блох (*Siphonaptera*). I. Энтомол. обозр. 76 (2) : 318—336.
- Медведев С. Г. 1997б. Паразито-хозяйственные связи семейств блох (*Siphonaptera*). II. Энтомол. обозр. 76 (4) : 755—769.
- Медведев С. Г. 1998а. Фауна и паразито-хозяйственные связи блох (*Siphonaptera*) Палеарктики. Энтомол. обозр. 77 (2) : 295—314.
- Медведев С. Г. 1998б. Классификация отряда блох (*Siphonaptera*) и ее теоретические предпосылки. Энтомол. обозр. 77 (4) : 916—934.
- Медведев С. Г. 2000. Фауна и паразито-хозяйственные связи блох (*Siphonaptera*) различных зоogeографических областей мира. II. Энтомол. обозр. 79 (4) : 812—830.
- Медведев С. Г. 2006. Классификация семейств блох (*Siphonaptera*). I. Сем. *Hystrichopyllidae* (первая часть). Энтомол. обозр. 85 (2) : 441—463.
- Медведев С. Г. 2009а. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтомол. обозр. 88 (1) : 83—98.
- Медведев С. Г. 2009б. Классификации семейств блох (*Siphonaptera*). I. Сем. *Hystrichopyllidae* (пятая часть). Энтомол. обозр. 88 (3) : 693—711.
- Медведев С. Г. 2009в. Систематика, географическое распространение и пути эволюции блох. Тр. Зоол. ин-та РАН. 313 (3) : 273—282.
- Мялковский В. А. 1983. К оценке видового состава и динамики фауны мелких млекопитающих Терско-Кумского междуречья в голоцене. В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука. 237—255.
- Олсуфьев Н. Г. 1977. Насекомые двукрылые. Слепни. Семейство Tabanidae. Л.: Наука. 436 с. (Фауна СССР. 7(2)).
- Онищенко Г. Г., Кутырев В. В. (ред.). 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М.: Медицина. 191 с.
- Портенко Л. А. 1958. Систематический обзор животных Кавказского перешейка. Птицы — Aves. В кн.: Животный мир СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 220—260.
- Северцов Н. А. 1877. О зоологических преимущественно орнитологических областях внутропических частей нашего материка. Изв. РГО. 13 (3) : 1—125.
- Скалон О. И. 1970. Отряд *Siphonaptera* (*Aphaniptera, Suctoria*) — Блохи. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Л.: Наука. 5 (2) : 841—844.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1989. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М.: Наука. 547 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. 1993. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие: Кошачьи. М.: Наука. 525 с.
- Степанян Л. С. 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 727 с.
- Тифлов В. Е., Скалон О. Н., Ростибаев Б. А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь: Ставропольск. книжн. изд-во. 278 с.

- Шевырева Н. С. 1983. Грызуны (Rodentia, Mammalia) неогена Евразии и Северной Африки — эволюционная основа плеистоценовой и современной фауны грызунов Палеарктики. В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука. 9—145.
- Beaucournu J.-C. 1988. Catalogue des Siphonapteres de la Grece. Faune Graeciae. III. Siphonaptera. Société Zoologique Hellénique, Athenes. 104 p.
- Beaucournu J.-C., Launay H. 1990. Les Puces (Siphonaptera) Faune de France. 76 : 550 p.
- Holland G. P. 1985. The fleas of Canada, Alaska and Greenland (Siphonaptera). Ottawa. 631 p.
- Lewis R. E., Grimaldi D. 1997. A pulicid flea in Miocene amber from the Dominican Republic (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae). Amer. Mus. Novit. 3205 : 1—9.
- Peus F. 1968. Über die beiden Bernstein-Flöhe (Insecta, Siphonaptera). Paläontol. Zeitschrift. 42 (1/2) : 62372.
- Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. Wien. 111 S.
- Poinar G. O. 1995. Fleas (Insecta: Siphonaptera) in Dominican amber. Med. Sci. Res. 23 : 789.
- Rick E. F. 1970. Lower Cretaceous fleas. Nature. 227 : 746—747.
- Scotese C. R., Golonka J. 1992. PALEOMAP Paleogeographic Atlas, PALEOMAP Progress Report N 20-0692, Department of Geology, University of Texas at Arlington, Arlington, Texas, 28 maps. 34 p.
- Scotese C. R. Paleomap Project. Сайт: www.scotese.com.
- Traub R. E., Rothschild M., Haddow J. F. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their evolution, zoogeography and medical importance. Univ. Press, Cambridge, 1983. XV+288 p.

WAYS OF THE FLEAS (SIPHONAPTERA) FAUNA FORMATION IN THE CAUCASUS

S. G. Medvedev, B. K. Kotti

Key words: Caucasus, fauna, fleas, distribution, zoogeography, Palearctic.

SUMMARY

Fleas fauna of the Caucasus is considered, possible ways of its formation are discussed. Caucasian fleas belong to 155 species and 40 genera; 23 species are endemics. Hypothesis on Western Palearctic and Eastern Palearctic sources of the Caucasian fleas' fauna formation are proposed.